

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL ESTADO DE MÉXICO



FACULTAD DE CIENCIAS

Laboratorio de Herpetología

Polimorfismo en una lagartija de alta montaña:
el caso de los machos de *Sceloporus aeneus*
(Squamata: Phrynosomatide)

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:
Biólogo

P R E S E N T A:
GABRIEL ANDRADE SOTO

Asesores

DR. OSWALDO HERNÁNDEZ GALLEGOS (Asesor)
DRA. GISELA GRANADOS GONZÁLEZ (Coasesora)



Toluca, México, febrero 2021

Polimorfismo en una lagartija de alta montaña: el caso de los machos de *Sceloporus aeneus*
(Squamata, Phrynosomatidae)



Sceloporus aeneus

Dedicatorias

A la biología, en especial, especies en peligro, para que este estudio pueda aportar y fortalecer futuros trabajos de conservación

Polimorfismo en una lagartija de alta montaña: el caso de los machos de *Sceloporus aeneus*
(Squamata, Phrynosomatidae)

Índice

Resumen	5
Introducción	6
Polimorfismo	7
Morfología	9
Asimetría fluctuante	9
Carga ectoparasitaria	11
Termorregulación	12
<i>Sceloporus aeneus</i>	13
Justificación	14
Objetivos	15
Material y Métodos	16
Área de estudio	16
Datos	17
Análisis de datos	18
Resultados	19
Morfología	19
Asimetría	20
Temperatura corporal en campo y carga ectoparasitaria	23
Discusión	24
Morfología	24
Asimetría fluctuante	26
Temperatura corporal en campo y carga ectoparasitaria	29
Conclusiones	32
Referencias	33

Resumen

Los machos con un sistema de coloración elaborado poseen diversas ventajas reproductivas, ya que se vuelven atractivos para las hembras. En el género *Sceloporus* la mayoría de los machos se diferencian de las hembras por una serie de características sexuales (i. e., color, tamaño del cuerpo), adicionalmente en algunas especies puede distinguirse un polimorfismo intrasexual. La existencia de polimorfismo ha sido registrada en diferentes géneros dentro de la familia Phrynosomatidae, incluyendo *Uta*, *Urosaurus* y *Sceloporus*. La lagartija *Sceloporus aeneus* es ovípara y endémica de México, donde los machos presentan tres morfotipos en la coloración lateral: gris, amarillo y naranja que coexisten entre sí. Este trabajo evalúa la variación entre morfotipos en diversas características. Se realizó trabajo de campo, durante los meses de la máxima actividad testicular, en Calimaya, Estado de México, México, donde por medio de recorridos oportunistas, se lograron capturar 102 individuos machos (43 grises, 40 amarillos y 19 naranjas). De cada individuo se evaluaron características ecológicas (temperatura corporal operativa, parasitismo), morfométricas (diferentes dimensiones corporales y tamaño de los parches ventrales de color) y merísticas (variables de escutelación). La evidencia indica que los machos de *S. aeneus*, al menos en esta población, prácticamente no difieren en las características analizadas, por lo que, de acuerdo con estos atributos, los morfos son prácticamente indistinguibles. Fueron 100% similares en los atributos ecológicos, 88.8% similares en los atributos morfométricos (los machos amarillos tuvieron el dedo largo, de la pata trasera, más corto) y 85.7% similares en las variables merísticas (los machos naranjas resultaron más asimétricos para las escamas post-rostrales). Se propone que, en la población analizada, la selección dependiente de frecuencia ayuda a mantener el polimorfismo en los machos de *S. aeneus*.

Introducción

Una de las ciencias más importantes, la Biología, consiste en interpretar al mundo que nos rodea, específicamente trata de explicar el funcionamiento de la vida (Curtis et al., 2000). Preguntarnos: ¿Por qué una planta es verde?, ¿Cómo respira un pez bajo en agua?, o ¿Por qué una lagartija necesita de radiación solar?, son algunos ejemplos de lo que analiza esta ciencia.

Los reptiles son vertebrados que tienen una piel fuertemente queratinizada, la cual se encuentra cubierta por numerosas escamas y algunas glándulas (Curtis et al., 2000). Con excepción de una especie (lagartijas tegu; Tattersall et al., 2016), los reptiles no tienen la capacidad de mantener una temperatura corporal interna, por lo que dependen de una fuente de calor externa para regular su temperatura corporal, y esto permita realizar sus actividades diarias (Nuria Penalva, 2013).

En animales, y particularmente en algunos reptiles, los machos con un sistema elaborado de señales de coloración poseen algunas ventajas, por ejemplo, el acceso a territorios de mejor calidad, aparearse más fácilmente con un mayor número de hembras con la finalidad de asegurar descendencia (Anderson, 1994). Estos atributos también funcionan como características confiables de la capacidad para obtener alimentos de calidad y componentes específicos, como los carotenoides, que permiten desarrollar el color (Cooper y Greenberg 1992). Esta característica también puede ser utilizada para enviar señales hacia machos rivales o desafiar a depredadores potenciales (Whiting et al., 2003). Por otra parte, presentar colores corporales visibles o llamativos podría suponer una desventaja ecológica al ser localizados más fácilmente por depredadores.

La depredación constituye una fuerte y también importante fuerza selectiva, pero con ayuda del tiempo los organismos pueden llegar a minimizar el riesgo de ser depredado, por medio de adaptaciones que podrían promover evolución (Ydenberg y Dill 1986; Lima y Dill 1990; Lima, 1998). Dicha fuerza ha sido reconocida como un factor muy importante en la evolución de adaptaciones entre ellas: la coloración críptica y aposemática, defensas químicas, estructuras defensivas, etc. La depredación ha sido también implicada en la evolución de la sociabilidad entre animales; además, muchas estrategias reproductoras parecen reflejar la importancia de la depredación como fuerza selectiva (Martín-Rueda, 2014).

-Polimorfismo-

La presencia de un color está asociada con la morfología, ya que constituye un caso típico de polimorfismo en machos, e influye directamente en la discriminación sexual (Cooper y Burns 1987). El polimorfismo se define como la existencia de dos o más formas distinguibles que coexisten temporal y espacialmente en una población con entrecruzamiento, donde cada forma está asociada a una carga genética determinada (Gray y McKinnon, 2007). Los fenotipos dentro de los sexos tienen diferentes tácticas reproductoras, con diferentes comportamientos, color, tamaño y estrategias de defensa (Sinervo y Lively 1996). Los caracteres que presentan cierta variación en forma visible entre los individuos o poblaciones de una especie son de suma importancia en estudios evolutivos. El polimorfismo del color, en general, influye en estudios sobre la adaptación evolutiva (Wiens et al., 1999; Cox et al., 2005; Janse van Rensburg et al., 2009). Varios trabajos han encontrado que en organismos ectotermos, el melanismo (aparición de individuos que son más oscuros en pigmentación), y el polimorfismo dentro de las especies o la variación constante entre especies muy relacionadas (True, 2003), están estrechamente asociados con aspectos ecológicos, como la

Polimorfismo en una lagartija de alta montaña: el caso de los machos de *Sceloporus aeneus*
(Squamata, Phrynosomatidae)

termorregulación (Kettlewell, 1973; Kingsolver y Wiernasz, 1991), coloración críptica (Kettlewell, 1973), estrategias reproductoras (Sinervo y Lively, 1996), resistencia a enfermedades (Wilson et al., 2001) o protección contra la radiación ultravioleta (Gunn, 1998), entre otras. Coloraciones oscuras también se han desarrollado como un efecto pleiotrópico de la selección de otras funciones de la melanina, melanocortinas, inmunocompetencia, la resistencia al estrés y el equilibrio energético (Hoekstra, 2006). Además, alternativamente el melanismo podría estar en función de la clase de edad de los individuos, así como de la estación del año, o condición reproductora (Escudero et al., 2012). La existencia de múltiples morfotipos dentro de una misma población es una característica que presentan varias especies dentro del género *Sceloporus* (Bastiaans et al., 2014; Bustos Zagal et al., 2014; Jiménez-Arcos, 2013; Rand, 1990), por lo que esta variación permite que sean un gran modelo de estudio, sobre características reproductoras y sus interacciones. Sin embargo, existen pocos estudios que muestren comparaciones entre morfotipos, en especies del género *Sceloporus*, estos solo han sido realizados comparado: morfología (Bustos Zagal et al., 2014; Jiménez-Arcos, 2013; Stephenson, 2010), rasgos de historia de vida, rendimiento, frecuencia (Jiménez-Arcos, 2013; Rand, 1990), intensidad de la coloración y su control hormonal (Calisi y Hews, 2007; Rand, 1990, 1992), comportamiento (Bastiaans et al., 2014; Stephenson, 2010), uso de microhábitat (Bustos Zagal et al., 2014) y atributos espermatogénicos (Hernández-Gallegos et al., 2019). Estudiar caracteres merísticos, morfológicos o ecológicos, entre otras cuestiones nos permitirá saber cómo se desarrollan los individuos y cómo funcionan dentro de su ambiente, así como las consecuencias ecológicas o evolutivas que podrían llegar a tener (Wainwright y Reilly, 1994). Las especies o poblaciones polimórficas representan un modelo evolutivo, el cual permite analizar como la

selección natural actúa para mantener la diversidad fenotípica; la convergencia de polimorfismo en las especies conlleva a estudiar las asociaciones entre atributos de historia de vida, morfológicos, fisiológicos o incluso conductuales. La selección dependiente de frecuencias propone que existe al menos un punto de equilibrio donde podrían coexistir diferentes morfotipos en una población, definido como equilibrio evolutivamente estable (Sinervo y Lively, 1996). El incremento en la frecuencia de un morfotipo, la variación en caracteres fenotípicos, así como cambios en las frecuencias de los morfos, son evidencia de selección dependiente de frecuencias.

-Morfología-

Los atributos morfológicos de las especies de lagartijas parecen adquirir distintos grados de importancia en la determinación de patrones de depredación, aspectos sobre inversión reproductora, éxito reproductor, acceso a recursos (Medel et al., 1990; Anderson, 1994; Bustos Zagal, 2014), ya que regularmente cuerpos con mayor tamaño, como cabezas de gran volumen proporcionan una serie de ventajas en confrontaciones entre machos por el acceso a las hembras o la elección de las hembras, que se ven atraídas por machos con cabezas o cuerpo de mayor tamaño (Olsson y Madsen, 1998; Olsson et al., 2002), así mismo, las diferencias en el tamaño de la mandíbula son resultado de dietas distintas promovidas por competencia por los recursos necesarios para sobrevivir (Anderson, 1994).

Estudios dentro del género *Sceloporus* (*S. grammicus*) mencionan que dentro de su área de distribución los individuos de este complejo presentan diversos morfos o ecomorfos (Sites, 1982; Rubio-Pérez, 2005). Tales diferencias presentes en los caracteres morfológicos ocurren a nivel intra e interespecífico en las distintas poblaciones, resultando en formas de la cabeza, extremidades, la región dorsal y ventral del cuerpo distintas, gracias a los patrones de

Polimorfismo en una lagartija de alta montaña: el caso de los machos de *Sceloporus aeneus*
(Squamata, Phrynosomatidae)

coloración que estos presentan; se han realizado una serie de estudios de caracteres morfológicos para proponer especies nuevas a partir de la descripción de varios morfos presentes en este complejo de lagartijas, además existen repercusiones directas en morfología, por la estrecha relación entre el ambiente y los individuos (Sites, 1982; Arévalo et al., 1991; Rubio-Pérez, 2005).

Otras investigaciones realizadas en diferentes especies de lagartijas polimórficas muestran cierta variación morfológica, como la altura de la cabeza, con lo que se sugiere una variación subyacente en la forma craneal, o inclusive se registran cambios en la longitud hocico-cloaca entre ellos, lo que puede conllevar a diversas alternativas reproductivas en varios casos (Huyghe et al., 2007; 2009).

-Asimetría fluctuante-

Resulta de gran importancia analizar poblaciones donde existe polimorfismo, ya que podría haber altos niveles de asimetría fluctuante (Dosselmant et al., 1998) entre los morfotipos, como se ha estudiado en algunas otras especies de animales (Stoks et al., 2009; Collins et al., 1993); la asimetría fluctuante es un tipo de asimetría bilateral (Van Valen, 1962). La asimetría es el resultado de la falta de capacidad de un organismo para desarrollarse genéticamente, y a su vez se encuentre codificando de manera ideal, siendo reflejo de la habilidad que tiene para tratar de contrarrestar las perturbaciones genéticas y ambientales que se producen (Møller, 1997). Existen cuatro fuentes potenciales de la variabilidad total, expresada por un individuo en una población: mutación somática, accidentes de desarrollo, variación genotípica entre individuos y variación ambiental (Leary et al., 1992).

La asimetría fluctuante (AF) se caracteriza por una distribución normal de valores de rasgos sesgados de izquierda a derecha con una media de cero, donde cero representa una simetría

perfecta, la dirección de la asimetría del desarrollo varía entre el lado izquierdo y el derecho en individuos dentro de una población (Davis, 1978); esta se produce cuando se interrumpe el desarrollo de un rasgo normalmente simétrico, lo que resulta en variación de la simetría perfecta. Estas alteraciones del desarrollo a menudo son el resultado de factores de estrés ambiental o genético (Leary y Allendorf, 1989). Es importante analizar la asimetría fluctuante de los organismos, ya que en especies donde existe un entrecruzamiento genético, los híbridos, por lo regular demuestran niveles más bajos de estabilidad en el desarrollo y niveles altos de asimetría fluctuante. Gracias a diversos atributos merísticos ha sido posible realizar una gran variedad de estudios de asimetría fluctuante en lagartijas, esto, para conocer el estrés y salud de la población, las diferencias entre tipos de hábitat y efecto de la urbanización sobre la simetría de las especies, entre otras (Escudero, 2013; Gómez Benítez, 2017; López, 2002)

-Carga ectoparasitaria-

Tener conocimiento sobre la relación que existe entre parásitos (i. e., ácaros) y lagartijas se convierte en un atributo que no puede pasar desapercibido, ya que éste muestra la salud del huésped y por tanto permite inferir, desde un punto de vista ecológico, sobre el posible estrés ambiental y la salud del ecosistema (Escudero, 2013). Los efectos del parasitismo por ácaros en estos reptiles pueden disminuir su sobrevivencia debido al desarrollo de enfermedades de piel que predisponen a las infecciones como: anemia (descenso del volumen de glóbulos rojos y hemoglobina), anorexia, y por la transmisión de microorganismos responsables de enfermedades como la malaria (Frye, 1991; Sorci et al., 1994; Bulté et al., 2009).

La carga de ectoparásitos puede estar directamente relacionada con el comportamiento de cada individuo y por las condiciones ambientales, por lo que los patrones de infección por

Polimorfismo en una lagartija de alta montaña: el caso de los machos de *Sceloporus aeneus*
(Squamata, Phrynosomatidae)

ectoparásitos pueden diferir entre morfotipos (Fenner, et al., 2011 ; Garrido y Pérez-Mellado, 2013); sin embargo algunos estudios ecológicos con especies de lagartijas polimórficas han registrado que el índice de infección por ectoparásitos no muestra diferencias entre los morfos, aunque estos resultados parecen tener cierta variación al considerar la temporalidad (Huyghe et al., 2010; Lattanzio y Miles, 2014).

-Termorregulación-

Organismos que habitan en ambientes con altas elevaciones resultan ideales para evaluar diversos aspectos, como la evolución de la ecofisiología térmica entre otros. Las lagartijas regulan su temperatura corporal por medio de fuentes externas y está relacionada significativamente con la temperatura del aire y del sustrato (Huey y Pianka 1977; Woolrich-Piña et al., 2006) y por lo tanto depende de la eficiencia para buscar fuentes de calor en su microhábitat. El tiempo de exposición directa a los rayos del sol o sobre la superficie caliente de las rocas, les permite aumentar su temperatura corporal (Bellairs et al., 1975). Sin embargo, las condiciones térmicas varían entre los distintos microhábitats, por lo que una especie con amplia tolerancia térmica es capaz de aprovechar varios microhábitats, no obstante, este comportamiento puede estar influenciado por la competencia, debido a que los individuos buscan los mismos hábitats para termorregular (Grover, 1996; Smith y Ballinger, 2001). Para reducir la competencia, algunas especies modifican sus períodos de actividad y el uso de los distintos microhábitats a lo largo del día, y entre las estaciones del año (Shine y Lambeck, 1989). Se ha observado que la temperatura del cuerpo en las lagartijas está relacionada significativamente con la temperatura del aire y del sustrato (Huey y Pianka 1977; Woolrich-Piña et al., 2006). En temporadas de frío (invierno), las lagartijas normalmente están activas sólo al medio día, mientras que en la época de calor (verano) están

activas todo el día, esto gracias a que la actividad en ectotermos se encuentra relacionada directamente con la temperatura ambiental, intensidad de luz solar, longitud del fotoperiodo, clima, por mencionar algunos (Díaz y Cabezas-Díaz, 2004; Hanato, et al., 2001). Por otra parte, las lagartijas al ser organismos ectotermos, la coloración influye directamente en la conducta termorreguladora y en la adecuación de las formas alternativas de la coloración sexual (Hertz et al., 1993); diferencias en la coloración pueden determinar la tasa de calentamiento y la captación de energía necesaria para alimentarse, crecer, reproducirse, escapar de depredadores, entre otras actividades (Forsman, 1999). Adicionalmente, comparaciones realizadas entre individuos de especies con un polimorfismo de color marcado, muestra que, aunque la reflectancia por el color es significativamente diferente entre morfotipos, se ha registrado que no existen diferencias entre los mismos al termorregular, ya que el aumento o descenso de la temperatura corporal es el mismo para todos los morfotipos de color (Geen y Johnston, 2014). Otras, como los machos *Podarcis*, de igual manera presentan temperaturas corporales muy similares entre morfos, aunque se registra que suelen llegar a elegir sitios con temperaturas ambientales diferentes (Huyghe et al., 2007).

-Sceloporus aeneus-

La lagartija *S. aeneus*, una especie pequeña (entre 43 y 62mm de LHC) y endémica de México, se caracteriza por presentar una sola escama cantal; los machos tienen una coloración vistosa en la parte lateral que puede ser naranja, amarillo o gris (Jiménez-Arcos, 2013); se ha registrado en algunas especies del género *Sceloporus*, que no existe variación entre individuos en el morfo cromático que estos presentan, por lo que permanecen igual

Polimorfismo en una lagartija de alta montaña: el caso de los machos de *Sceloporus aeneus*
(Squamata, Phrynosomatidae)

durante todo su tiempo de vida (Rand, 1990). La temperatura y la precipitación, son factores externos (abióticos) que más influyen en la actividad reproductora de *S. aeneus* (Manríquez-Morán et al., 2013). Esta especie ovípara tiene la máxima actividad espermatogénica de marzo a mayo por lo que la mayoría de las cópulas suceden en este período (Hernández-Gallegos et al., 2014). Hembras con huevos se encuentran entre mayo y julio, y en el verano eclosionan las crías, el patrón reproductor de *S. aeneus*, es el típico mostrado por lacertilios ovíparos de ambiente templado (Manríquez-Morán, 1995). Adicionalmente, es una lagartija diurna que presenta una termorregulación activa, donde adquiere una temperatura promedio de 34°C durante el periodo de actividad; necesitan temperaturas ambientales mayores a los 14°C para realizar sus actividades diarias y habitan principalmente en elevaciones altitudinales menores a los 3000 m (Rodríguez-Romero, 2004).

Justificación

Es posible realizar una gran cantidad de estudios en animales, más carismáticos que las lagartijas, como vertebrados de mayor tamaño, pero la importancia de enfocarnos en esta especie radica en aspectos ecológicos, ya que se han desarrollado parámetros, que permiten que lagartijas sirvan como indicadores de la salud del ecosistema, así como su posición, en los ciclos tróficos, ya que son controladores de poblaciones de insectos, tanto en vida silvestre como en campos de cultivo. Aunado a ello el cambio climático es un factor que ha causado la disminución constante de las poblaciones de especies que dependen de la temperatura del ambiente para poder regular su temperatura corporal y desarrollar sus actividades diarias. Desde un punto de vista evolutivo, las especies están en constante cambio según las adversidades biológicas que continuamente se desarrollan en el mundo, por ejemplo, han

evolucionado una variedad de métodos para evadir a depredadores: algunas presentan autotomía caudal, pueden tener colores y diseños que se mimetizan con su entorno, o la capacidad de cambiar sus colores conforme cambia el sustrato y muchas dependen de su destreza para salir corriendo abrupta y velozmente. En este contexto, y específicamente *S. aeneus* en la población estudiada, no se ha encontrado por que existe esta variación en los machos de esta especie, por lo que es interesante analizar el polimorfismo, desde diversos aspectos: i. e., ecológicos, morfológicos o merísticos, que nos permitan evidenciar la diferencia entre un morfo y otro, y qué ventajas o desventajas les promueve su coloración.

Objetivos

General

- Comparar variables morfológicas, merísticas y ecológicas entre los morfotipos de coloración lateral de machos de *Sceloporus aeneus*.

Particulares

- Realizar comparaciones entre morfotipos, en diversas medidas corporales para conocer si existen diferencias morfológicas entre ellos.
- Analizar la asimetría fluctuante entre morfotipos, por medio de 7 variables de escutelacion, entre ellas, 5 pares de escamas craneales, número de poros femorales y escamas de los parches ventrales de color.
- Contabilizar el número de ácaros de la región gular de cada lagartija, para contrastar la carga ectoparasitaria entre morfotipos.
- Comparar la temperatura corporal en campo entre morfotipos, y determinar si existe variación.

Polimorfismo en una lagartija de alta montaña: el caso de los machos de *Sceloporus aeneus* (Squamata, Phrynosomatidae)

Material y Métodos

-Área de estudio-

El área de estudio se encuentra en el municipio de Calimaya, Estado de México, México (Figura 1), a 2,801 msnm (19.137249°N, -99.6618333 °W). El sitio limita al norte con los municipios de Toluca, Metepec, Mexicaltzingo y Chapultepec, al este con Tianguistenco y San Antonio la Isla, al sur con Tenango del Valle y Rayón y al oeste con Toluca. Tiene una extensión territorial de 103.11 kilómetros cuadrados. Calimaya es parte importante del Nevado de Toluca (Xinantécatl). Su vegetación se compone por bosque de pino y encino y zonas a cielo abierto, donde podemos encontrar gran variedad de herbáceas como macollos de pasto donde los individuos de *S. aeneus* desarrollan sus diferentes actividades biológicas.

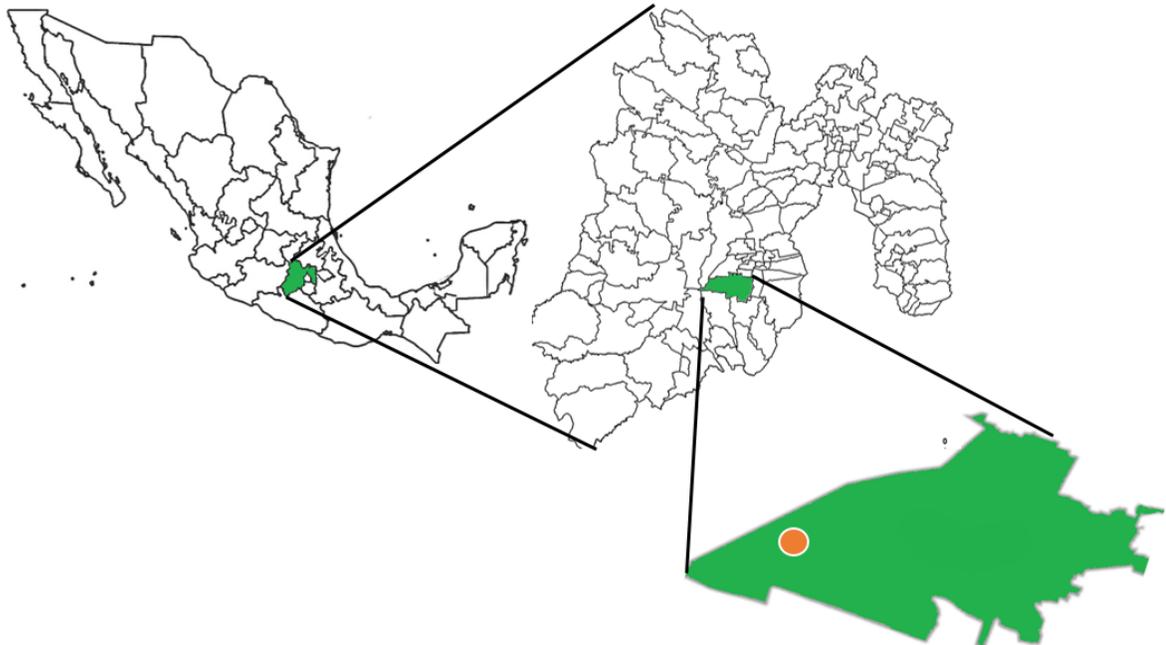


Figura 1. Mapa que muestra la ubicación de la población de *Sceloporus aeneus* analizada en Calimaya, Estado de México, México.

-Datos-

En el sitio se colectaron 102 machos de *Sceloporus aeneus*, de los tres morfotipos presentes en el área (40 amarillos, 43 grises y 19 naranjas resultados), durante su máxima actividad espermatogénica, para aumentar el éxito de captura; el cual es correspondiente a los meses de marzo a mayo (Hernández-Gallegos et al., 2014). Para la captura de los individuos se realizaron recorridos oportunistas, donde al visualizar una lagartija esta fue atrapada con ayuda de una red construida con tela de mosquitero, para poder rodear el macollo de pasto, ya que este, es utilizado por *S. aeneus* como refugio, una vez que el individuo se encontró rodeado, se procedió a capturar manualmente. De cada individuo se registró la temperatura corporal con ayuda de un termómetro cloacal de lectura rápida, también se tomó la temperatura del aire, del sustrato y las coordenadas geográficas con un GPS. Posteriormente se colocaron de manera individual en frascos de plástico con orificios en la tapa para la entrada de oxígeno, perfectamente bien organizados y etiquetados, para transportarlos al laboratorio. Los recorridos fueron hechos de las 9:00 a las 17:00 horas, donde la radiación solar favorecía que las lagartijas estuvieran activas, debido a su requerimiento térmico, lo que permitía visualizarlas más fácilmente.

El trabajo de laboratorio consistió en tres partes. La primera fue observar con ayuda de un microscopio estereoscópico la presencia de ácaros externos en la región gular de los individuos, y realizar un conteo de éstos directamente sobre la gula sin retirarlos del individuo. En la segunda parte, se observaron y registraron 5 series de escamas de la cabeza (post-rostrales, borde nasal, escama cantal, circumorbitales, y borde parietal), el número de poros femorales por extremidad, y el número de escamas por parche ventral de color. Todas estas características de escutelación se analizaron para evaluar la asimetría fluctuante entre

Polimorfismo en una lagartija de alta montaña: el caso de los machos de *Sceloporus aeneus*
(Squamata, Phrynosomatidae)

morfos (Dosselman et al., 1998; Shedd, 2009). Finalmente, en la tercera parte, se tomaron medidas morfológicas de cada individuo, ancho, alto y largo de la cabeza, longitud de la cola, longitud del fémur, longitud del dedo 19 (Tinkle, 1967), longitud hocico-cloaca y longitud de los parches ventrales, así como la distancia inter-axilar y peso corporal. Una vez se terminó de registrar los datos para cada individuo, las lagartijas fueron regresadas al sitio de colecta.

-Análisis de datos-

El procesamiento de los datos comenzó digitalizando (en Excel) las bases de registro donde se tenía la información de todos los individuos. Con ayuda de los datos de escutelación se procedió a calcular los índices de asimetría (AI), el cual se calculó con la formula “ $IA=D-I$ ” donde D es el valor del lado derecho e I el valor del lado izquierdo, dicho de otra manera, éste es calculado por medio de la resta del número de escamas del lado derecho menos el número de escamas del lado izquierdo del animal.

Las diversas variables registradas fueron analizadas en el programa estadístico Statgraphics Centurion XVI, se aplicaron pruebas de normalidad tanto a los índices de asimetría como a las columnas de medidas morfológicas, así como al número de escamas por morfo, temperaturas corporales y del ambientales necesarias, para así después realizar las comparaciones pertinentes entre los morfotipos, por medio de un Anova simple o un Kruskal-Wallis. Fueron registrados los valores de “P”, “F” y “H” correspondientes a cada análisis, así como su media “X”. También se agregó una columna con el color de cada individuo para el análisis estadístico. Se obtuvo el gráfico de medias donde el análisis mostraba diferencias estadísticamente significativas en al menos un morfo. En los análisis se utilizó un alfa del 0.05.

Resultados

-Morfología-

Estos análisis muestran que, morfológicamente los morfotipos de *S. aeneus* no presentan diferencias significativas en peso, longitud hocico-cloaca, largo de la cola, ancho, alto y largo de la cabeza, longitud del lémur, y distancia interaxilar, por lo que los machos de *S. aeneus* son 88% similares en las características mencionadas (Cuadro 1); sin embargo, se encontraron diferencias significativas en la longitud del dedo 19, donde el morfotipo amarillo presentó dicho dedo más corto (Figura 2).

Cuadro 1. Muestra la n, media \pm desviación estándar, valor mínimo y máximo, para cada variable por morfotipo de *Sceloporus aeneus* en Calimaya, Estado de México para cada característica morfológica analizada, y su valor de P y F o H, del análisis de Anova simple o Kruskal-Wallis, según la normalidad de los datos respectivamente.

Característica	Amarillo		Gris		Naranja		F/H	P
	n	?	n	?	n	?		
Peso	36	4.3 \pm 0.6 (3.1-6.1)	36	4.4 \pm 0.8 (3-7)	18	4.4 \pm 0.5 (3.5-5.5)	0.19	0.82
LHC	40	49.6 \pm 3.0 (43-56)	43	50.4 \pm 3.2 (44-58)	19	50.6 \pm 4.0 (45-62)	0.85	0.43
Lcola	31	55.4 \pm 9.2 (30-69)	31	59.2 \pm 9.3 (31-74)	14	56.7 \pm 12.2 (20-69)	4.03	0.13
AnC	40	9.4 \pm 0.8 (8.1-11.5)	43	9.6 \pm 0.7 (8.3-11.4)	19	9.5 \pm 0.6 (8.2-10.5)	1.2	0.30
LC	40	12.7 \pm 0.7 (11.2-14.3)	43	12.9 \pm 0.6 (11.3-14.2)	19	12.7 \pm 0.6 (11.6-13.7)	0.76	0.47
AIC	40	6.7 \pm 0.7 (5.9-9.9)	43	6.7 \pm 0.5 (5.49-7.63)	19	6.7 \pm 0.5 (5.3-7.4)	0.02	0.98
Fem	40	12.5 \pm 1.3 (9.9-16.8)	43	12.4 \pm 0.9 (9.6-14.1)	19	12.2 \pm 0.7 (10.9-13.4)	0.27	0.76
D19	39	7.6 \pm 0.8 (4.8-9.2)	43	8.0 \pm 0.6 (6.4-9.4)	19	8.2 \pm 0.5 (7.0-9.1)	4.53	0.01

Polimorfismo en una lagartija de alta montaña: el caso de los machos de *Sceloporus aeneus* (Squamata, Phrynosomatidae)

DI	40	25.5 ± 2.6 (19.9-32)	43	26.3 ± 2.9 (21.9-33)	19	25.7 ± 2.6 (22.5-33)	1.08	0.34
-----------	----	-------------------------	----	-------------------------	----	-------------------------	------	------

Donde: n= número de individuos, LHC= Longitud Hocico-Cloaca, Lcola= Largo de la cola, AnC= Ancho de la cabeza, LC= Largo de la cabeza, AIC= Alto de la cabeza, Fem= Longitud del Fémur, D19= Dedo número 19, DI= Distancia inter-axilar.

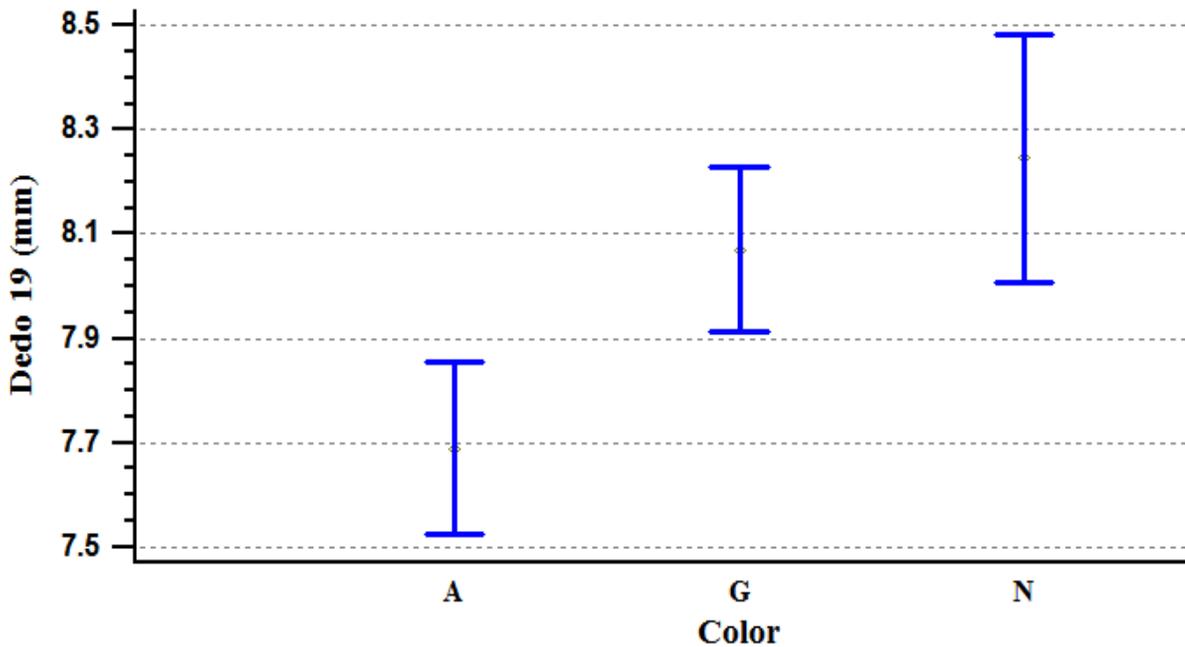


Figura 2: Medias de la longitud del dedo 19 por morfotipo de los machos de *Sceloporus aeneus* en Calimaya Estado de México, México, con un valor de P=0.01. Donde A=amarillo, G=gris y N=naranja.

-Asimetría-

Los índices de asimetría en *S. aeneus* fueron similares entre morfotipos, donde el porcentaje total de semejanza de las diferentes características fue del 85.7% (Cuadro 2); sin embargo, el análisis registró diferencias significativas en las escamas post-rostrales, donde los machos naranjas resultaron ser más asimétricos (Figuras 3 y 4).

Cuadro 2. Se muestra la n, media \pm desviación estándar, valor mínimo y máximo por morfotipo de *Sceloporus aeneus* en Calimaya, Estado de México para cada característica morfológica analizada, y su valor de P y F o H, del análisis de Anova simple o Kruskal-Wallis, según la normalidad de los datos, respectivamente.

Característica	Amarillo		Gris		Naranja		F/H	P
	n		n		n			
I (P-R)	38	0 \pm 0.3 (-1-1)	43	0.04 \pm 0.2 (0-1)	19	-0.2 \pm 0.5 (-1-1)	7.54	0.02
I (B-N)	40	0.1 \pm 0.5 (-1-1)	43	-0.04 \pm 0.5 (-1-1)	19	-0.05 \pm 0.7 (-1-1)	2.90	0.23
I (Can)	40	-0.02 \pm 0.16 (-1-0)	43	0 \pm 0 (0-0)	19	0 \pm 0 (0-0)	1.55	0.46
I (CirO)	40	-0.1 \pm 1 (-2-2)	43	-0.09 \pm 1 (-3-2)	19	0 \pm 1 (-2-2)	0.10	0.95
I (B-P)	40	0.02 \pm 0.3 (-1-1)	43	0 \pm 0 (0-0)	19	0 \pm 0 (0-0)	0.32	0.85
I (P-F)	40	-0.2 \pm 1.2 (-5-2)	43	-0.1 \pm 1.2 (-2-2)	19	-0.7 \pm 3.0 (-12-2)	0.13	0.93
I (NEpP)	36	0.3 \pm 1.9 (-3-4)	36	-0.1 \pm 2.3 (-5-6)	18	-0.1 \pm 1.9 (-3-3)	0.7	0.49

Donde: n= número de individuos, I (P-R)= Índice de escamas porst-rostrales, I (B-N)= Índice de escamas del borde nasal, I (Can)= Índice de escama cantal, I (CirO)= Índice de escamas circunorbitales, I (B-P)= Índice de escamas del borde parietal, I (P-F)= Índice del número de poros femorales, I (NEpP)= Índice de número de escamas por parche ventral de color.

Polimorfismo en una lagartija de alta montaña: el caso de los machos de *Sceloporus aeneus* (Squamata, Phrynosomatidae)

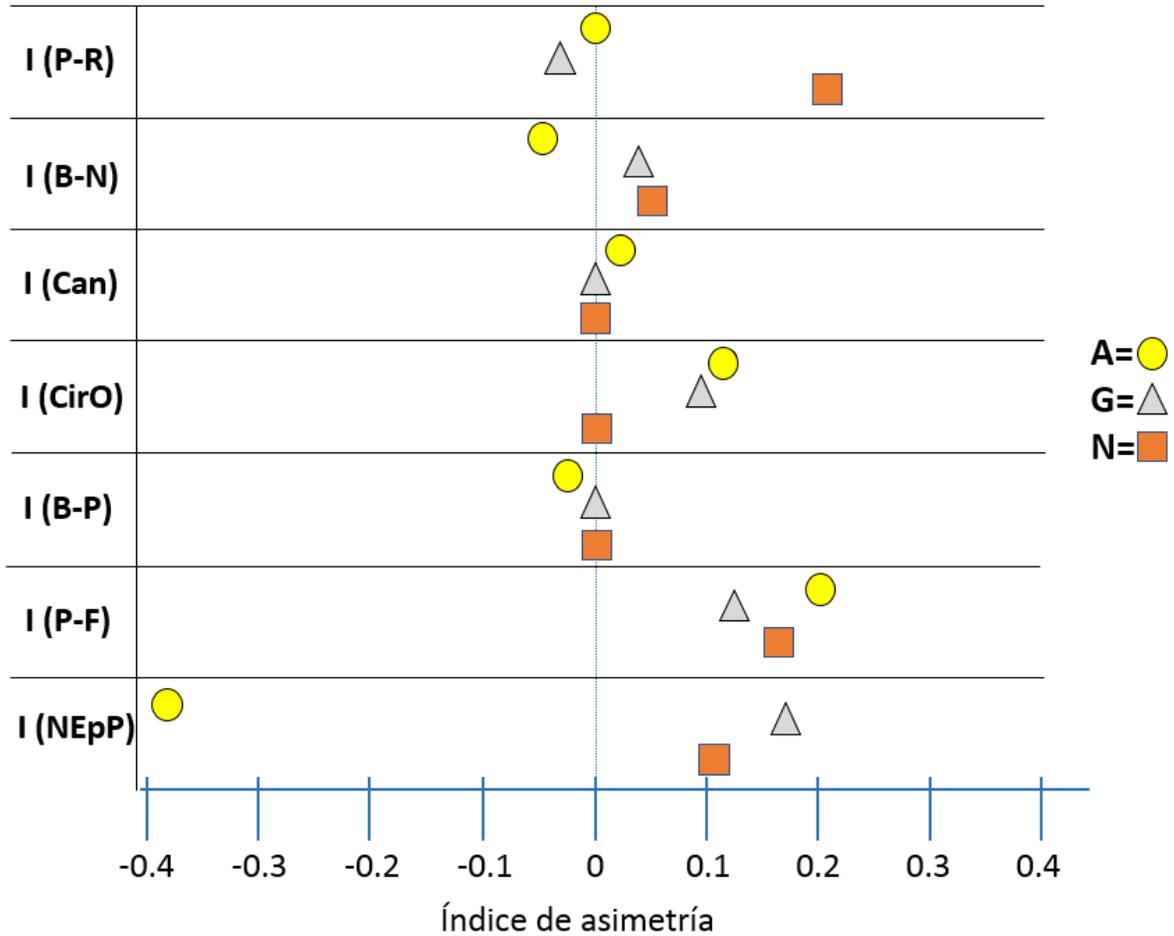


Figura 3. Gráfico de los promedios de los índices de asimetría por morfotipo para los machos de *S. aeneus* en Calimaya, Estado de México, de cada una de las características analizadas; donde: n= número de individuos, I (P-R)= Índice de escamas porst-rostrales, I (B-N)= Índice de escamas del borde nasal, I (Can)= Índice de escama cantal, I (CirO)= Índice de escamas circunorbitales, I (B-P)= Índice de escamas del borde parietal, I (P-F)= Índice del número de poros femorales, I (NEpP)= Índice de número de escamas por parche ventral de color.

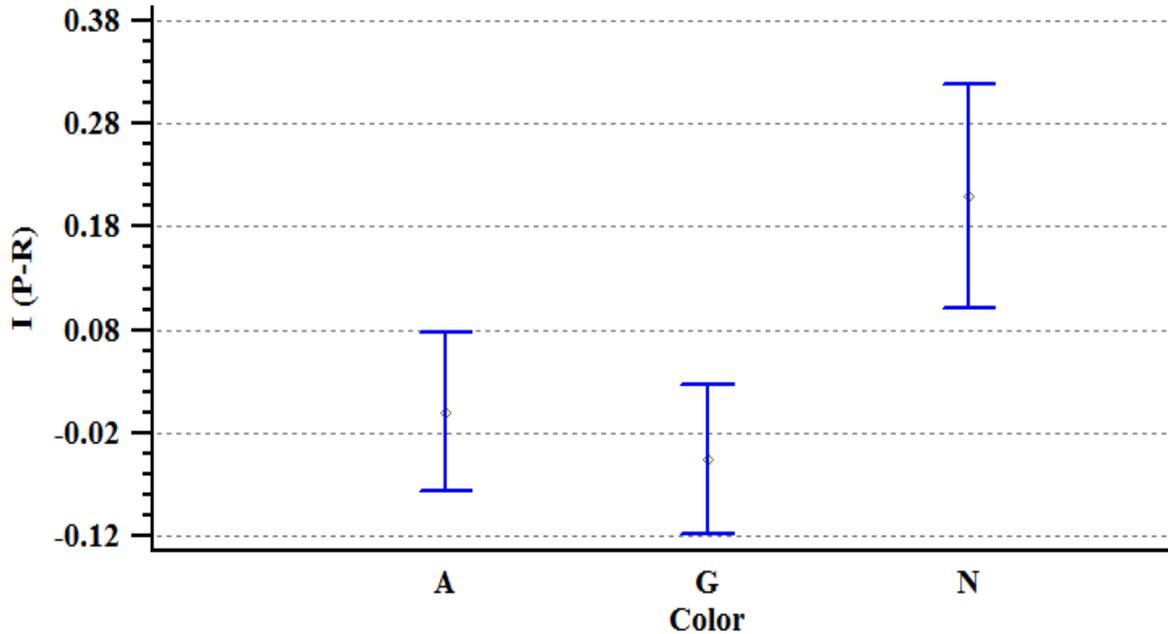


Figura 4. Medias del índice de asimetría de las escamas post-rostrales por morfotipo de los machos de *Sceloporus aeneus* en Calimaya Estado de México, México, con un valor de $P=0.02$. Donde A=amarillo, G=gris y N=naranja.

-Temperatura corporal en campo y carga ectoparasitaria-

Las pruebas estadísticas muestran que las temperaturas corporales en campo de los machos de *S. aeneus* no cambian entre morfotipos (Cuadro 3), los individuos en general se encontraban a una temperatura corporal promedio que oscilaba entre los 33.9°C; adicionalmente se registró una relación directa entre la temperatura de los individuos, la temperatura del sustrato y del aire, siendo la primera la más influyente sobre la temperatura de los individuos ($P=0.0001$, $r^2=0.420$). Por otra parte, la media del número de ectoparásitos presentes en la región gular de las lagartijas por morfo no presentó diferencias estadísticamente significativas, en promedio se encontraron 12 ácaros por individuo.

Cuadro 3. Muestra la n, media \pm desviación estándar, valor mínimo y máximo por morfo de *Sceloporus aeneus* en Calimaya, Estado de México para cada característica ecológica analizada, y su valor de P y F o H, del análisis de Anova simple o Kruskal-Wallis, según la normalidad de los datos, respectivamente.

Polimorfismo en una lagartija de alta montaña: el caso de los machos de *Sceloporus aeneus* (Squamata, Phrynosomatidae)

Característica	Amarillo		Gris		Naranja		F/H	P
	n		n		n			
TI	35	33.9 ± 2.6 (27-38.2)	33	33.4 ± 2.2 (26-38.4)	17	34.3 ± 1.1 (33-36.6)	5.45	0.06
Ts	35	21.4 ± 2.4 (16-26.4)	33	20.7 ± 2.5 (16-26.4)	17	20.0 ± 2.3 (15-25)	2.14	0.12
Ta	35	20.8 ± 2.5 (16.4-24)	33	20.1 ± 2.6 (16-28)	17	19.3 ± 2.4 (14-23)	1.96	0.14
N. de Ácaros	40	9.8 ± 32.6 (0-193)	43	16.1 ± 38.2 (0-206)	19	9.8 ± 32.8 (0-144)	2.19	0.33

Donde: n= número de individuos, TI= temperatura del individuo, Ts= temperatura del sustrato, Ta= Temperatura del aire, N. de Ácaros= Número de ectoparásitos de la región gular.

Discusión

Los resultados del presente estudio muestran una amplia similitud entre los tres morfos de machos de *Sceloporus aeneus* en el Municipio de Calimaya, Estado de México, en su morfología, índices de asimetría, ecología térmica y carga parasitaria, por lo que los individuos se muestran prácticamente indistinguibles. Lo anterior, concuerda con la amplia similitud en los atributos espermatogénicos entre los diferentes morfos registrada previamente en la misma población (Hernández-Gallegos et al., 2019).

-Morfología-

La variación en los patrones de color lateral que se observa en los machos de *S. aeneus*, y su relación con la morfología del cuerpo, revelan un grado de similitud bastante amplio, estas características podría ser objeto de un estudio más detallado, ya que tiene implicaciones sobre la historia de vida en lacertilios, y su análisis va directamente relacionado con la

disponibilidad de recursos y la adquisición de los mismos (Ford y Seigel, 1989); por tanto, ya que los atributos morfológicos son de gran importancia dentro de la historia de vida de estas lagartijas que tienen un ciclo de vida bastante corto (Manríquez-Morán, 1995) y requieren alcanzar la talla a la madurez sexual de manera acelerada (Zuñiga-Vega et al., 2008), permite suponer que el desarrollo ontogénico en los tres morfotipos de esta lagartija es muy similar; por lo que se sugiere que los recursos que necesitan los machos de los diferentes morfotipos de *S. aeneus* en Calimaya, Estado de México, son los mismos y no son una limitante para su desarrollo. Al menos en esta población para *S. aeneus*, el tamaño de la cabeza no proporciona alguna ventaja reproductora, ya que regularmente cabezas voluminosamente más grandes promueven ventajas en confrontaciones macho-macho por el acceso a las hembras y/o una elección de las hembras por machos con cabezas de mayor tamaño (Olsson y Madsen, 1998; Olsson et al., 2002), esta característica no es factor en la selección sexual. No obstante, se ha propuesto que la variación en dieta deriva en diferencias en el tamaño de la mandíbula y por tanto en el tamaño de la cabeza (Anderson, 1994). Un estudio que apoya nuestros resultados es el de Urban-Lozano (2008) donde indica que no existe una variación en la dieta de individuos adultos de *S. aeneus*; si la dieta es la misma en todos los individuos adultos, entonces estas lagartijas no podrían desarrollar cambios morfológicos marcados que los haga diferentes entre morfos. Este análisis concuerda también con la sugerencia de que la selección sexual y la selección natural ejerce presión sobre *S. aeneus*, pero que el polimorfismo presente en la especie no conlleva diferencias visibles en el tamaño de la cabeza y la distancia entre miembros (Jimenez-Arcos, 2013). Otros estudios con taxones donde existen especies polimórficas en color, muestran variación morfológica entre los morfos, como el tamaño de la cabeza o la longitud hocico-cloaca, esto proporciona evidencia para proponer teorías sobre el mantenimiento del polimorfismo en las especies,

Polimorfismo en una lagartija de alta montaña: el caso de los machos de *Sceloporus aeneus*
(Squamata, Phrynosomatidae)

como el expresar diversas alternativas reproductoras (Huyghe et al., 2007; 2009); no obstante es interesante e importante analizar las causas o razones por las que el polimorfismo se mantiene presente en los machos de *S. aeneus*, donde hasta el momento las variables morfológicas analizadas indican que son prácticamente indistinguibles.

La reducción en la longitud del dedo 19 en el morfo amarillo es importante de analizar, ya que, el largo de los dedos o falanges en lagartijas al igual que otros tetrápodos, está definido por una cantidad diferente de pequeños huesos llamados dígitos, por lo que el dedo 19 al ser uno de los huesos más largos de una de las extremidades posteriores en lagartijas, puede presentar una cantidad mayor de dígitos. El alargamiento de los dedos de las extremidades de algunos individuos puede contribuir significativamente al cambio en las características y el rendimiento de la marcha (Damme, 1998). Se ha demostrado en otra parte que los cambios morfológicos sutiles pueden tener importantes consecuencias para el rendimiento (Moreno y Carrascal, 1993; Miles, 1994). Es importante desde un punto de vista evolutivo ya que, esto acompañado de algunas otras características en la fisionomía de las extremidades pueden desarrollar diversas estrategias de locomoción que les han permitido explorar ambientes con estructuras físicas variables (Tulli et al., 2009). Evolutivamente, las morfologías que habilitan la función prensil en lagartijas son similares a las que sirven para trepar (Fontanarrosa y Abdala, 2016); será importante analizar, en *S. aeneus*, en estudios futuros para evaluar las causas y consecuencias de la disminución de la longitud del dedo en el morfotipo amarillo, con ello definir si estos cambios morfológicos pueden alterar el hábito de la especie.

-Asimetría fluctuante-

Los índices de asimetría obtenidos indican que los individuos de los 3 morfotipos son prácticamente simétricos en casi todas las variables, parece ser que las alteraciones en el desarrollo que provocan un aumento en los índices de asimetría fluctuante para esta población son escasas. Según Leary y Allendorf (1989) las alteraciones del desarrollo son el resultado de factores de estrés ambiental o genético, por otra parte, se dice que hay especializaciones hemisféricas asimétricas desde el cerebro, provocadas por tareas de búsqueda de alimento, interacciones sociales, o conducta antidepredatoria (Franklin y Lima, 2001; Hews y Worthington, 2001; Hews et al., 2004). El interés y la importancia de analizar todas las relaciones positivas encontradas entre las asimetrías de los individuos y el estrés ambiental hacen que los análisis de inestabilidad del desarrollo (asimetría fluctuante) sean la señal de alerta temprana de gran importancia para conocer el estado de conservación de la población (Laia et al., 2015), por lo que los atributos merísticos para estos organismos se vuelven fundamentales para la conservación.

Organismos con rasgos más simétricos generalmente experimentan ventajas tanto en interacciones intrasexuales, es decir, competencia del mismo sexo, como intersexuales, en elección de pareja (Møller y Thornhill, 1997). Esta población simétricamente similar entre morfotipos, no se podría ver directamente afectada por los efectos que propicia la asimetría sobre la selección de pareja en temporada reproductiva, ya que el estrés poblacional parece estar repercutiendo sobre los tres morfotipos con la misma intensidad, esto conlleva a que cualquier macho de *S. aeneus* tenga la misma posibilidad de reproducirse; por ello, dos de los tres morfos tendrían una ligera mayor oportunidad de apareamiento si uno de ellos se viera más afectado por algún tipo de estrés. Es interesante analizar también la simetría en extremidades posteriores, ya que para algunos otros reptiles la asimetría del cuerpo en la parte posterior puede ser desventajosa para el éxito masculino durante las cópulas (Shine et

Polimorfismo en una lagartija de alta montaña: el caso de los machos de *Sceloporus aeneus*
(Squamata, Phrynosomatidae)

al., 2005). Una relación negativa entre la asimetría fluctuante y la elección de pareja puede ocurrir por diversas razones adaptativas, ya que podría ser el resultado de una selección natural en lugar de depender de la estabilidad en el desarrollo (Molnár et al., 2012). Para los machos de *S. aeneus* podemos argumentar que, al ser prácticamente iguales en su simetría, al menos en esta población, la selección sexual es una fuerza impulsora menor, por lo que la selección dependiente de frecuencias puede ser clave para la coexistencia polimórfica de la especie en Calimaya.

En los estudios de asimetría fluctuante, es difícil establecer de acuerdo con la literatura un parámetro exacto para esta variable, y poder afirmar la simetría o asimetría de un individuo o una población, sin duda alguna muchas de las alteraciones en el desarrollo que causan esta asimetría son normales y biológicamente explicables. En esta población existen algunas variables que presentan un promedio mayor o menor en índice de asimetría, pero al mismo tiempo esto no delimita que algún morfo este portando mayor asimetría y que sea la causa por la que el índice sea más alto en esa característica (Figura 5); si bien algunos estudios pueden llegar a comparar entre poblaciones y decir donde hay mayor o menor índice de asimetría de acuerdo a diversos factores en alguna de ellas (Lazić et al., 2013), nuestro estudio muestra que el morfotipo naranja es significativamente diferente en las escamas post-rostrales (Figura 4), y que es clave para incrementar el índice de asimetría de la población para esta variable, pero al mismo tiempo la media poblacional de este índice muestra un valor muy bajo, por lo que es posible considerar el describir a *S. aeneus* en Calimaya como simétrico; de acuerdo a un estudio realizado en serpientes especies con un índice de asimetría fuera del intervalo que va de -5 a 5 aproximadamente podrían catalogarse como simétricos, y fuera se estos valores como asimétricos (Hoso et al., 2007), si consideramos estos

parámetros todos nuestros organismos podrían ser considerados como altamente simétricos, pero sería importante realizar más estudios que nos permitan delimitar un intervalo de valores que indiquen de manera más exacta si un animal es simétrico o asimétrico, de acuerdo a las alteraciones genéticamente posibles.

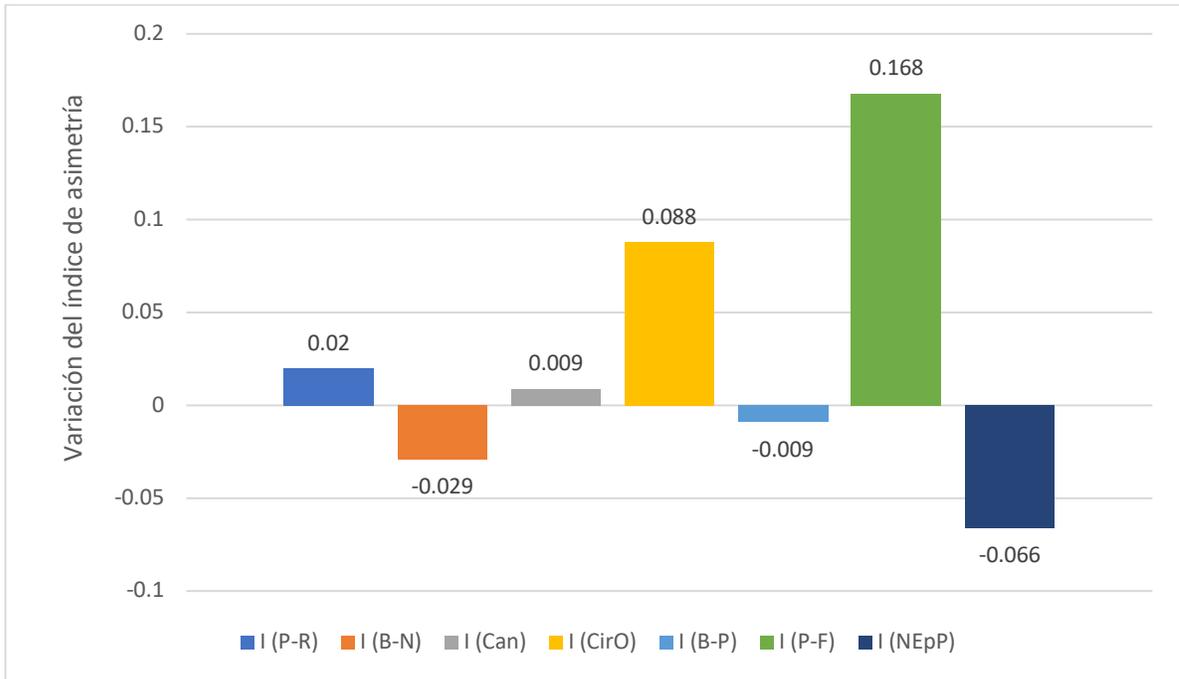


Figura 5. Comparación de los promedios generales de los índices de asimetría de la población de *Sceloporus aeneus* en Calimaya Estado de México, México para cada variable de escutelación analizada; donde I (P-R)= Índice de escamas porst-rostrales, I (B-N)= Índice de escamas del borde nasal, I (Can)= Índice de escama cantal, I (CirO)= índice Índice de escamas circunorbitales, I (B-P)=)= Índice de escamas del borde parietal, I (P-F)= Índice del número de poros femorales, I (NEpP)= Índice de número de escamas por parche ventral de color.

- Temperatura corporal en campo y carga ectoparasitaria-

Los atributos térmicos y de infección ectoparasitaria encontrados abren las puertas a un área que carece de datos relevantes sobre la existencia del polimorfismo en coloración lateral de *S. aeneus*. A diferencia del estudio realizado por Jiménez-Arcos (2013) donde la termorregulación varía según los morfos de color de *S. aeneus*, los resultados del presente

Polimorfismo en una lagartija de alta montaña: el caso de los machos de *Sceloporus aeneus*
(Squamata, Phrynosomatidae)

estudio demuestran amplia similitud térmica. Es necesario considerar un estudio conductual en futuras investigaciones relacionadas con la termorregulación, ya que, si bien presentan temperaturas corporales en campo similares, los parches de color pueden aumentar o disminuir la tasa de calentamiento y la captación de energía (Forsman, 1999), y con ello presentar variantes en la conducta termorreguladora, haciéndolos más o menos eficientes y así distribuir su tiempo de actividad de manera diferente. Todas estas posibles diferencias, aunado al hecho de viven en ambientes de alta montaña, los hace un gran modelo para el estudio de evolución de su fisiología térmica.

La carga ectoparasitaria de *S. aeneus*, al igual que otras especies polimórficas no varía entre morfotipos (Megía-Palma et al., 2018), por lo que el polimorfismo en color no se relaciona con la infección por ácaros. Este parámetro ecológico podría más bien tener una relación directa con el comportamiento de cada individuo y las condiciones ambientales (Fenner et al., 2011; Garrido y Pérez-Mellado, 2013); sin embargo, para algunos estudios, es de gran importancia considerar la temporalidad, ya que esta, podría suponer cierta variación (Huyghe et al., 2010; Lattanzio y Miles, 2014). Como la carga parasitaria es similar, los tres morfos de *S. aeneus* son susceptibles al desarrollo de enfermedades de la piel, por lo que puede disminuir la sobrevivencia de la misma manera en los tres morfotipos.

La semejanza morfológica, de índices de asimetría, y en su temperatura corporal en campo y carga ectoparasitaria, de *S. aeneus* en Calimaya, a diferencia de otras poblaciones (Jiménez-Arcos, 2013), sugiere la existencia de una fuerza de selección natural que promueva y mantenga el polimorfismo. En lagartijas, el número y la frecuencia de los morfotipos masculinos de especies polimórficas presenta variación interpoblacionalmente (Bastiaans et al., 2014); en otras especies como *U. stansburiana*, los morfos se mantienen mediante

selección dependiente de la frecuencia (Sinervo y Lively, 1996). La fluctuación en las frecuencias de los morfos entre generaciones, así como variación morfológica y térmica que puede existir entre poblaciones, sugiere que el polimorfismo puede estar mantenido por la selección dependiente de frecuencias (Sinervo y Lively, 1996; Sinervo y Calsbeek, 2006; Jiménez-Arcos, 2013). Sin lugar a duda también consideramos que la selección dependiente de la frecuencia puede ser una fuerza impulsora con mayor peso que la selección sexual en *S. aeneus*, la cual mantiene el polimorfismo (Hernández-Gallegos et al., 2019). Estudios futuros podrían ser enfocados en la ecología conductual de la especie para proporcionar más información sobre la reproducción de la especie, así proporcionarán información valiosa sobre su genética o fisiología, con la que se pueda sustentar la existencia del polimorfismo, especialmente en esta lagartija que se enfrenta a condiciones adversas por habitar en un ambiente de alta montaña.

Conclusiones

- Los atributos morfológicos, merísticos y ecológicos de los machos de *Sceloporus aeneus* en Calimaya Estado de México, son prácticamente indistinguibles entre los tres morfotipos; por lo que la selección dependiente de frecuencias, puede ser la fuerza que determine y mantenga el polimorfismo en los machos de *S. aeneus*.
- La similitud morfológica presente entre los morfotipos, podría estar directamente relacionada con la disponibilidad de recursos.
- Los factores de estrés ambiental o genético que propician la asimetría fluctuante actúan de igual forma sobre los tres morfotipos.
- La infección por ácaros no muestra relación con el polimorfismo de color para *Sceloporus aeneus*.
- Las temperaturas corporales de los tres morfotipos indican que el polimorfismo de color no influye sobre su termorregulación.

Referencias

- Anderson, M. (1994). Sexual selection. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, U.S.A.
- Arévalo, E., Porter, C. A., González, A., Mendoza, F., Camarillo, J. L., y Sites Jr, J. W. (1991). Population cytogenetics and evolution of the *Sceloporus grammicus* complex (Iguanidae) in central Mexico. Herpetological Monographs, 79-115.
- Bastiaans, E., Bastiaans, M. J., Morinaga, G., Gaytan, J. G. C., Marshall, J. C., Bane, B., Méndez de la Cruz F. y Sinervo, B. (2014). Female preference for sympatric vs. allopatric male throat color morphs in the mesquite lizard (*Sceloporus grammicus*) species complex. PloS one, 9(4): e93197.
- Bellairs, A., y Attridge, J. (1975). Reptiles. H. Blume Ediciones. Madrid, España.
- Bulté G, Plummer AC, Thibaudeau A, Blouin-Demers G. (2009). Infection of Yar row's spiny lizards (*Sceloporus jarrovi*) by chiggers and malaria in the Chiricahua mountains, Arizona. Southwest. Nat, 54:204-207.
- Bustos Zagal, M. G., Castro-Franco, R., Manjarrez, J., y Fajardo Guadarrama, V. (2014). Variación morfológica asociada a los patrones de color de la garganta, en lagartijas *Sceloporus horridus horridus* (Sauria: Phrynosomatidae). Acta Zoológica Mexicana, 30(2), 357-368.
- Calisi, R. M., y Hews, D. K. (2007). Steroid correlates of multiple color traits in the spiny lizard, *Sceloporus pyrocephalus*. Journal of Comparative Physiology B, 177(6), 641-654.

Polimorfismo en una lagartija de alta montaña: el caso de los machos de *Sceloporus aeneus*
(Squamata, Phrynosomatidae)

- Collins, J. P., Zerba, K. E., y Sredl, M. J. (1993). Shaping intraspecific variation: development, ecology and the evolution of morphology and life history variation in tiger salamanders. Springer link, *Genetica*, 89(1-3), 167.
- Cooper Jr., W. E. y Burns, N. (1987). Social significance of ventro lateral coloration in the fence lizard, *Sceloporus undulatus*. *Animal Behaviour*, 35: 526–532.
- Cooper, W.E. y Greenberg, N. (1992). Reptilian coloration and behavior. In: B. C. Gans y D. D. Crews (Eds). *Biology of the Reptilia*. Vol. 18. Physiology University of Chicago Press, Chicago, 298-422.
- Cox, R. M., Skelly, S. L., Leo, A., y John-Alder, H. B. (2005). Testosterone regulates sexually dimorphic coloration in the eastern fence lizard, *Sceloporus undulatus*. *Copeia*, 2005(3), 597-608.
- Curtis, H., Barnes, N. S., Schnek, A., y Flores, G. (2000). *Biología*. Sexta edición en español. Editorial Médica Panamericana. México, 14-16.
- Damme, R. V., Aerts, P., y Vanhooydonck, B. (1998). Variation in morphology, gait characteristics and speed of locomotion in two populations of lizards. *Biological Journal of the Linnean Society*, 63(3), 409-427.
- Davis, T. A. (1978). Reversible and irreversible lateralities in some animals. *Behavioral and Brain Sciences*, 1(2), 291-293.
- Díaz, J., Cabezas-Díaz, S. (2004). Seasonal variation in the contribution of different behavioural mechanism to lizard thermoregulation. *Functional Ecology*, 18: 867-875.
- Dosselman, D. J., Schaalje, G. B., y Sites Jr, J. W. (1998). An analysis of fluctuating asymmetry in a hybrid zone between two chromosome races of the *Sceloporus*

grammicus complex (Squamata: Phrynosomatidae) in central Mexico. *Herpetologica*, 434-447.

- Escudero, M. G. (2013). Evaluación del estado de poblaciones naturales con cuatro indicadores: Aplicación a una especie insular (Doctoral dissertation, Universidad de Salamanca).
- Escudero, P. C., Minoli, I., Frutos, N., Avila, L. J., y Morando, M. (2012). Estudio comparativo del melanismo en lagartijas del grupo *Liolaemus fitzingerii* (Liolaemini: Liolaemus). *Cuadernos de Herpetología*, 26.
- Fenner, A.L., Godfrey, S.S. y Bull, C.M. (2011). Using social networks to deduce whether residents or dispersers spread parasites in a lizard population. *Journal of Animal Ecology*, 80, 835–843.
- Fontanarrosa, G., y Abdala, V. (2016). Bone indicators of grasping hands in lizards. *PeerJ*, 4, e1978.
- Ford, N. B., y Seigel, R. A. (1989). Phenotypic plasticity in reproductive traits: evidence from a viviparous snake. *Ecology*, 70(6), 1768-1774.
- Forsman, A. (1999). Reproductive life history variation among colour morphs of the pygmy grasshopper *Tetrix subulata*. *Biological Journal of the Linnean Society*, 67(2), 247-261.
- Franklin III, W. E., y Lima, S. L. (2001). Laterality in avian vigilance: do sparrows have a favourite eye? *Animal Behaviour*, 62(5), 879-885.
- Frye, F. L. (1991) *Biomedical and Surgical Aspects of Captive Reptile Husbandry*. Vol. 1. 2a ed. Krieger. Malabar, FL, EEUU. 325 pp.

Polimorfismo en una lagartija de alta montaña: el caso de los machos de *Sceloporus aeneus*
(Squamata, Phrynosomatidae)

- Garrido, M. y Perez-Mellado, V. (2013). Patterns of parasitism in insular lizards: effects of body size, condition and resource availability. *Zoology*, 116, 106–112.
- Geen, M. R., y Johnston, G. R. (2014). Coloration affects heating and cooling in three color morphs of the Australian bluetongue lizard, *Tiliqua scincoides*. *Journal of Thermal Biology*, 43, 54-60.
- Gómez Benitez, A. (2017). Efecto de la urbanización en *Aspidoscelis costata costata* (Squamata: Teiidae). Tesis de Licenciatura. Universidad Autónoma del Estado de México, México. 35 pp.
- Gray, S. M., y McKinnon, J. S. (2007). Linking color polymorphism maintenance and speciation. *Trends in Ecology & Evolution*, 22(2), 71-79.
- Grover, M. C. (1996). Microhabitat use and thermal ecology of two narrowly sympatric *Sceloporus* (Phrynosomatidae) lizards. *Journal of Herpetology*, 30 (2) 152-160.
- Gunn, A. (1998). The determination of larval phase coloration in the African armyworm, *Spodoptera exempta* and its consequences for thermoregulation and protection from UV light. *Entomologia experimentalis et applicata*, 86(2), 125-133.
- Hanato, F., Vrcibradic, D., Galdino, C., Cunha-Barros, M., Rocha, C., Van Sluy, M. (2001). Thermal ecology and activity patterns of the lizards community of the Restinga of Jurabatiba, Macaé, R. J. *Revista Brasileira de Biologia*, 61: 287-294.
- Hernández-Gallegos, O., Granados-González, G., Rheubert, J. L., Villagrán-SantaCruz, M., Peña-Herrera, E., y Gribbins, K. M. (2019). Lack of spermatogenic variation in a polymorphic lizard, *Sceloporus aeneus* (Squamata: Phrynosomatidae). *Acta Zoologica*, 100(4), 359-364.

Gabriel Andrade Soto

- Hernández-Gallegos, O., Méndez-de la Cruz, F. R., Villagrán-SantaCruz, M., Rheubert, J. L., Granados-González, G., y Gribbins, K. M. (2014). Seasonal spermatogenesis in the Mexican endemic oviparous lizard, *Sceloporus aeneus* (Squamata: Phrynosomatidae). *Spermatogenesis*, 4(3), e988585.
- Hertz, P. E., Huey, R. B., y Stevenson, R. D. (1993). Evaluating temperature regulation by field-active ectotherms: the fallacy of the inappropriate question. *The American Naturalist*, 142(5), 796-818.
- Hews, D. K., Castellano, M., y Hara, E. (2004). Aggression in females is also lateralized: left-eye bias during aggressive courtship rejection in lizards. *Animal Behaviour*, 68(5), 1201-1207.
- Hews, D. K., y Worthington, R. A. (2001). Fighting from the right side of the brain: left visual field preference during aggression in free-ranging male tree lizards (*Urosaurus ornatus*). *Brain, Behavior and Evolution*, 58(6), 356-361.
- Hoekstra, H. E. (2006). Genetics, development and evolution of adaptive pigmentation in vertebrates. *Heredity*, 97(3), 222-234.
- Hosoi, M., Asami, T., y Hori, M. (2007). Right-handed snakes: convergent evolution of asymmetry for functional specialization. *Biology Letters*, 3(2), 169-173.
- Huey, R. B., y Pianka, E. R. (1977). Seasonal variation in thermoregulatory behavior and body temperature of diurnal Kalahari lizards. *Ecology*, 58(5), 1066-1075.
- Huyghe, K., Herrel, A., Adriaens, D., Tadić, Z., y Van Damme, R. (2009). It is all in the head: morphological basis for differences in bite force among colour morphs of the Dalmatian wall lizard. *Biological Journal of the Linnean Society*, 96(1), 13-22.

Polimorfismo en una lagartija de alta montaña: el caso de los machos de *Sceloporus aeneus*
(Squamata, Phrynosomatidae)

- Huyghe, K., Van Oystaeyen, A., Pasmans, F., Tadić, Z., Vanhooydonck, B., y Van Damme, R. (2010). Seasonal changes in parasite load and a cellular immune response in a colour polymorphic lizard. *Oecologia*, 163(4), 867-874.
- Huyghe, K., Vanhooydonck, B., Herrel, A., Tadić, Z., y Van Damme, R. (2007). Morphology, performance, behavior and ecology of three-color morphs in males of the lizard *Podarcis melisellensis*. *Integrative and Comparative Biology*, 47(2), 211-220.
- Janse van Rensburg, D. A., Mouton, P. L. F., & Van Niekerk, A. (2009). Why cordylid lizards are black at the south-western tip of Africa. *Journal of Zoology*, 278(4), 333-341.
- Jimenez-Arcos, V. H. (2013). Variación fenotípica asociada a la coloración sexual en una población de *Sceloporus aeneus* (Squamata: Phrynosomatidae). Tesis de Maestría, Instituto de Biología, UNAM, México.
- Kettlewell, B. (1973). Evolution of melanism: the study of a recurring necessity. United Kingdom. EDB-86-131114.
- Kingsolver, J. G., y Wiernasz, D. C. (1991). Seasonal polyphenism in wing-melanin pattern and thermoregulatory adaptation in *Pieris* butterflies. *The American Naturalist*, 137(6), 816-830.
- Laia, R. C., Pinto, M. P., Menezes, V. A., y Rocha, C. F. D. (2015). Asymmetry in reptiles: What do we know so far?. *Springer Science Reviews*, 3(1), 13-26.
- Lattanzio, M. S., y Miles, D. B. (2014). Ecological divergence among colour morphs mediated by changes in spatial network structure associated with disturbance. *Journal of Animal Ecology*, 83(6), 1490-1500.

Gabriel Andrade Soto

- Lazić, M. M., Kaliontzopoulou, A., Carretero, M. A., y Crnobrnja-Isailović, J. (2013). Lizards from urban areas are more asymmetric: using fluctuating asymmetry to evaluate environmental disturbance. *PloS One*, 8(12), e84190.
- Leary, R. F., F. W Allendorf, y K. L. Knud-Sen. (1992). Genetic, environmental, and developmental causes of meristic variation in rainbow trout. *Zoologica Fennica*, 191:79-95.
- Leary, R. F., y Allendorf, F. W. (1989). Fluctuating asymmetry as an indicator of stress: implications for conservation biology. *Trends in Ecology & Evolution*, 4(7), 214-217.
- Lima, S. L. (1998). Stress and decision-making under the risk of predation: recent developments from behavioral, reproductive, and ecological perspectives. *Advances in the Study of Behaviour*, 27(8), 215-290.
- Lima, S. L., y Dill, L. M. (1990). Behavioral decisions made under the risk of predation: a review and prospectus. *Canadian journal of zoology*, 68(4), 619-640.
- López, P. (2002). Comunicación intraespecífica en reptiles mediante señales químicas: la utilización de señales fiables para decidir comportamientos. *Revista Española Herpetológica*, 49, 59.
- Manríquez-Morán, N. L. (1995). Estrategias reproductoras en las hembras de dos especies hermanas de lacertilios: *Sceloporus aeneus* y *S. bicanthalis*. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. Distrito Federal, México: Universidad Nacional Autónoma de México.

Polimorfismo en una lagartija de alta montaña: el caso de los machos de *Sceloporus aeneus*
(Squamata, Phrynosomatidae)

- Manríquez-Morán, N.L, Cruz, Villagrán Santa Cruz, M. y Méndez de la Cruz, F. R. (2013). Actividad reproductiva en hembras del lagarto ovíparo *Sceloporus aeneus*. Southwestern Naturalist, 58(3), 325-329.
- Martín-Rueda, J. (2014). Optimización y conflictos de la respuesta antidepredatoria. Museo Nacional de Ciencias Naturales de Madrid, C.S.I.C. 31pp.
- Medel, R., Marquet P. A., Fox S. F. y Jaksic F. M. (1990). Depredación sobre lagartijas en Chile central: importancia relativa de atributos ecológicos y morfológicos. Departamento de Ciencias Ecológicas, Universidad de Chile, Casilla 653, Santiago, Chile. Revista Chilena de Historia Natural, 63: 261-266.
- Megia-Palma, R., Paranjpe, D., Reguera, S., Martinez, J., Cooper, R. D. Blaimont, P., Merino S., y Sinervo, B. (2018). Multiple color patches and parasite in *Sceloporus occidentalis*: Differential relationships by sex and infection. Current Zoology, 1–9.
- Miles, D. B. (1994). Covariation between morphology and locomotory performance in sceloporine lizards. Lizard ecology: historical and experimental perspectives, 207-235.
- Møller, A. P., y Swaddle, J. P. (1997). Asymmetry, developmental stability and evolution. Oxford University Press, UK.
- Møller, A. P., y Thornhill, R. (1997). A meta-analysis of the heritability of developmental stability. Journal of Evolutionary Biology, 10(1), 1-16.
- Molnár, O., Bajer, K., Török, J., y Herczeg, G. (2012). Individual quality and nuptial throat colour in male european green lizards. Journal of Zoology, 287(4), 233-239.

Gabriel Andrade Soto

- Moreno, E., y Carrascal, L. M. (1993). Leg morphology and feeding postures in four *Parus* species: an experimental ecomorphological approach. *Ecology*, 74(7), 2037-2044.
- Nuria Penalva. (2013). *Enciclopedia práctica del mundo animal*. Primera edición en español. Editorial Libsa. Madrid, 4.
- Olsson, M., Shine, R., Wapstra, E., Ujvari, B., y Madsen, T. (2002). Sexual dimorphism in lizard body shape: the roles of sexual selection and fecundity selection. *Evolution*, 56(7), 1538-1542.
- Olsson, M., y Madsen, T. (1998). Sexual selection and sperm competition in reptiles. In *Sperm competition and sexual selection* (pp. 503-577). Academic Press.
- Rand, M. S. (1990). Polymorphic sexual coloration in the lizard *Sceloporus undulatus erythrocheilus*. *American Midland Naturalist*, 124(2), 352-359.
- Rand, MS (1992). Control hormonal de la coloración polimórfica y sexualmente dimórfica en el lagarto *Sceloporus undulatus erythrocheilus*. *Endocrinología general y comparada*. 88(3), 461-468.
- Rodríguez-Romero F. (2004). Demografía comparada de dos especies de lacertilios emparentados del género *Sceloporus* (Sauria: Phrynosomatidae) con diferente modo reproductor. Tesis de Doctorado, Instituto de Biología, UNAM, México.
- Rubio-Pérez, I. (2005). Análisis comparativo de la morfología, historia de vida y uso del hábitat de distintas poblaciones del complejo *Sceloporus grammicus*: Un enfoque filogenético. Tesis de Maestría. Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México.

Polimorfismo en una lagartija de alta montaña: el caso de los machos de *Sceloporus aeneus*
(Squamata, Phrynosomatidae)

- Shedd, J. D. (2009). Bilateral Asymmetry in Two Secondary Sexual Characters in the Western Fence Lizard (*Sceloporus Occidentalis*): Implications for a Correlation with Lateralized Aggression (Doctoral dissertation, California State University, Chico).
- Shine, R., Langkilde, T., Wall, M., y Mason, R. T. (2005). The fitness correlates of scalation asymmetry in garter snakes *Thamnophis sirtalis parietalis*. *Functional Ecology*, 306-314.
- Shine, R., y Lambeck, R. (1989). Ecology of Frillneck Lizards, *Chlamydosaurus Kingii* (Agamidae), in Tropical Australia. *Wildlife Research*, 16(5), 491-500.
- Sinervo, B. y Lively, C. M. (1996). The rock-paper-scissors game and the evolution of alternative male strategies. *Nature*, 380: 240-243.
- Sinervo, B., y Calsbeek, R. (2006). The developmental, physiological, neural, and genetical causes and consequences of frequency-dependent selection in the wild. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.*, 37, 581-610.
- Sites Jr, J. W. (1982). Morphological variation within and among three chromosome races of *Sceloporus grammicus* (Sauria: Iguanidae) in the north-central part of its range. *Copeia*, 920-941.
- Smith, G. R., y Ballinger, R. E. (2001). The ecological consequences of habitat and microhabitat use in Lizards. *Contemporary Herpetology*, 1-28.
- Sorci, G., Massot, M., y Clobert, J. (1994). Maternal parasite load increases sprint speed and philopatry in female offspring of the common lizard. *The American Naturalist*, 144(1), 153-164.

Gabriel Andrade Soto

- Stephenson B. 2010. A study of the biological significance of a male color polymorphism in the lizard *Sceloporus minor*. Ph.D. Dissertation, University of Miami, USA.
- Stoks, R., Van Dongen, S., Bots, J., Van Gossum, H., Adriaens, T., y Dumont, H. (2009). Female morphs of a colour polymorphic damselfly differ in developmental instability and fecundity. *Animal Biology*, 59(1), 41-54.
- Tattersall, G. J., Leite, C. A., Sanders, C. E., Cadena, V., Andrade, D. V., Abe, A. S., y Milsom, W. K. (2016). Seasonal reproductive endothermy in tegu lizards. *Science Advances*, 2(1), e1500951.
- Tinkle, D. W. (1967). The life and demography of the side-blotched lizard, *Uta stansburiana*. Museum of Zoology, University of Michigan.
- True, J. R. (2003). Insect melanism: the molecules matter. *Trends in ecology & evolution*, 18(12), 640-647.
- Tulli, M. J., Cruz, F. B., Herrel, A., Vanhooydonck, B., y Abdala, V. (2009). The interplay between claw morphology and microhabitat use in neotropical iguanian lizards. *Zoology*, 112(5), 379-392.
- Urban-Lozano, M. (2008). Hábitos alimentarios de *Sceloporus aeneus* (Reptilia: Phrynosomatidae). Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México. 83 pp.
- Van Valen, L. (1962). A study of fluctuating asymmetry. *Evolution*, 16:125-142.
- Wainwright, PC y Reilly, SM (Eds.). (1994). *Morfología Ecológica: Biología Organismal Integradora*. Prensa de la Universidad de Chicago.

Polimorfismo en una lagartija de alta montaña: el caso de los machos de *Sceloporus aeneus*
(Squamata, Phrynosomatidae)

- Whiting, M. J., Nagy, K. A. y Bateman, P. W. (2003). Evolution and maintenance of social status signaling badges: experimental manipulations in lizards, pp. 47-82. In: S. F. Fox, J.K. McCoy y T.A. Baird (Eds.). Lizard Social Behavior, Johns Hopkins University Press, Baltimore.
- Wiens, J. J. (1999). Phylogenetic evidence for multiple losses of a sexually selected character in phrynosomatid lizards. Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences, 266(1428), 1529-1535.
- Wilson, K., Cotter, S. C., Reeson, A. F., y Pell, J. K. (2001). Melanism and disease resistance in insects. Ecology letters, 4(6), 637-649.
- Woolrich-Piña, GA, Lemos-Espinal, JA, Oliver-López, L., Calderón Méndez, ME, González-Espinoza, JE, Correa-Sánchez, F., y Montoya Ayala, R. (2006). Ecología térmica de una población de lagartija *Sceloporus grammicus* (Iguanidae: Phrynosomatinae) que ocurre en la zona Centro-Oriente de la Ciudad de México. Acta zoológica mexicana. 22(2), 137-150.
- Ydenberg, R. C., y Dill, L. M. (1986). The economics of fleeing from predators. Advances in the Study of Behavior, 16, 229-249.
- Zúñiga-Vega, J. J., Mendez-De La Cruz, F. R., y Cuellar, O. (2008). Demography of the lizard *Sceloporus grammicus*: Exploring temporal variation in population dynamics. Canadian Journal of Zoology, 86(12), 1397-1409.